

УДК 576.895.122.2

## УЛЬТРАТОНКАЯ МОРФОЛОГИЯ ПОКРОВОВ СКРЕБНЕЙ (ACANTHOSERPHALA)

© В. П. Никишин

Обобщены литературные сведения и собственные данные по тонкой морфологии тегумента акантоцефалов.

Представления об организации покровов скребней до применения в исследованиях методов электронной микроскопии были противоречивыми. Наиболее спорными были вопросы о строении кутикулы и субкутикулы, а также о количестве и организации слоев гиподермы. Только сравнительно недавно была показана нецелесообразность разделения субкутикулярной части покрова на субкутикулу и гиподерму (Богоявленский, Иванова, 1978). Результаты ультраструктурных исследований подтвердили правомерность такого подхода, поскольку покровная ткань имеет клеточное, точнее симпластическое, строение и снаружи и изнутри ограничена цитоплазматическими мембранами. Эти результаты также позволили усомниться в справедливости использования терминов «кутикула» и «гиподерма» (Lumsden, 1975; Miller, Dunagan, 1985). Последние авторы из множества терминов, предложенных разными исследователями для обозначения поверхностного цитоплазматического слоя стенки тела скребней, предпочли термин «тегумент», обосновав свой выбор тем, что под этим термином во всех случаях понимается живая, активно функционирующая (в отличие от кутикулы) ткань, имеющая симпластическое или синцитиальное строение.

Полностью поддерживая такой взгляд, мы в качестве дополнительного аргумента считаем нужным заметить, что первоначально тегументом было принято называть покровы паразитических плоских червей, образованные поверхностным цитоплазматическим слоем, связанным с погруженными клеточными телами, содержащими ядра. Покровная ткань скребней отличается от синцитиального тегумента паразитических Plathelminthes тем, что ядра располагаются в толще поверхностного цитоплазматического слоя. В сущности же в обоих случаях покровная ткань представлена единым многоядерным образованием и в отличие от типичных эпителиев не состоит из отдельных клеток. Необходимо также учитывать полифункциональность тегумента, посредством которого осуществляется не только питание гельминта, но и защита его от негативных воздействий хозяина или окружающей среды. Все вышесказанное, на наш взгляд, вполне обосновывает правомерность использования термина «тегумент» для обозначения покровной ткани акантоцефал.

Тегумент скребней является уникальной покровной структурой и не имеет аналогов среди покровных тканей других паразитических червей. Результаты сравнительно немногочисленных электронно-микроскопических исследований (табл. 1) подтвердили правомерность выделения на основании гистологических и гистохимических данных в его составе трех слоев и в свою очередь явились основанием для более дробного деления этих слоев. Целесообразность такого разделения мы будем обсуждать в соответствующих разделах, а за основу примем терминологию, используемую в отечественной литературе.

Таблица 1  
Состояние изученности тонкой морфологии тегумента акантоцефалов  
Table 1. Ultrastructural morphological studies of Acanthocephala

Вид исследованных акантоцефалов	Автор исследований	Изученный фрагмент тегумента, стадия развития гельминта
<i>Moniliformis moniliformis</i>	Nicholas, Mercer, 1965 Rothman, 1967 Wright, Lumsden, 1968 Wright, Lumsden, 1969 Byram, Fisher, 1973 Graeber, Storch, 1978 Hutton, Oetinger, 1980 Taraschewski e. a., 1989	Поверхностный отдел тегумента Гликокаликс Поперечно-волокнистый слой  Акантелла, хоботковые крючья
<i>Macroacanthorhynchus hirudinaceus</i>	Rothman, Rosario, 1961 Diaz Cosin, 1972 Graeber, Storch, 1978 Zhao e. a., 1990	Тегумент хоботковых крючьев
<i>Acanthocephalus lucii</i> <i>Acanthocephalus ranae</i> <i>Echinorhynchus gadi</i>	Graeber, Storch, 1978 Hammond, 1967 Lange, 1970 Graeber, Storch, 1978 Cho, 1981	
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	Бобровских, 1992 Stranack e. a., 1966 Wanstall e. a., 1990	Тегумент пресомы
<i>Arhythmorhynchus petrochenkoi</i> <i>Polymorphus magnus</i> <i>Polymorphus minutus</i>	Никишин, 1985 Никишин с соавт., 1994 Crompton, Lee, 1965 Butterworth, 1969 Graeber, Storch, 1978	Поздняя акантелла Цистакант  Развивающаяся акантелла
<i>Polymorphus strumosoides</i> <i>Octospinifer macilentus</i> <i>Neoechinorhynchus rutili</i> <i>Paratenuisentis ambiguus</i>	Никишин, 1986 Beerman e. a., 1974 Taraschewski, 1989a Taraschewski, 1989b	Цистакант  Тегумент пресомы » »

В составе тегумента мы выделяем гликокаликс, покровный комплекс, пять слоев (поперечно-волокнистый, везикулярный, войлочный-волокнистый, радиально-волокнистый и трубчатый) и внутреннюю цитоплазматическую мембрану (рис. 1). Помимо тегумента к комплексу покровных образований следует отнести базальную пластинку, два слоя субповерхностной мускулатуры и немногочисленные нервные окончания, локализующиеся в области пресомы.

**Гликокаликс.** Под этим термином понимается слой тонкоструктурированного материала, прилежащего к внешней поверхности наружной цитоплазматической мембраны тегумента. При гистохимических исследованиях гликокаликс выявляется в виде тонкой пленки (эпикутикулы — Crompton, 1963) около 1 мкм толщины (Богоявленский, Иванова, 1978). Электронно-микроскопические и цитохимические исследования показали существенное морфологическое сходство эпикутикулы с типичным гликокаликсом, что дало основание для использования этого термина при описании покровов скребней (Wright, Lumsden, 1968).

На ультратонких срезах гликокаликс взрослых скребней представляет собой обычно прерывистый слой рыхлого материала, образованного тончайшими перепле-

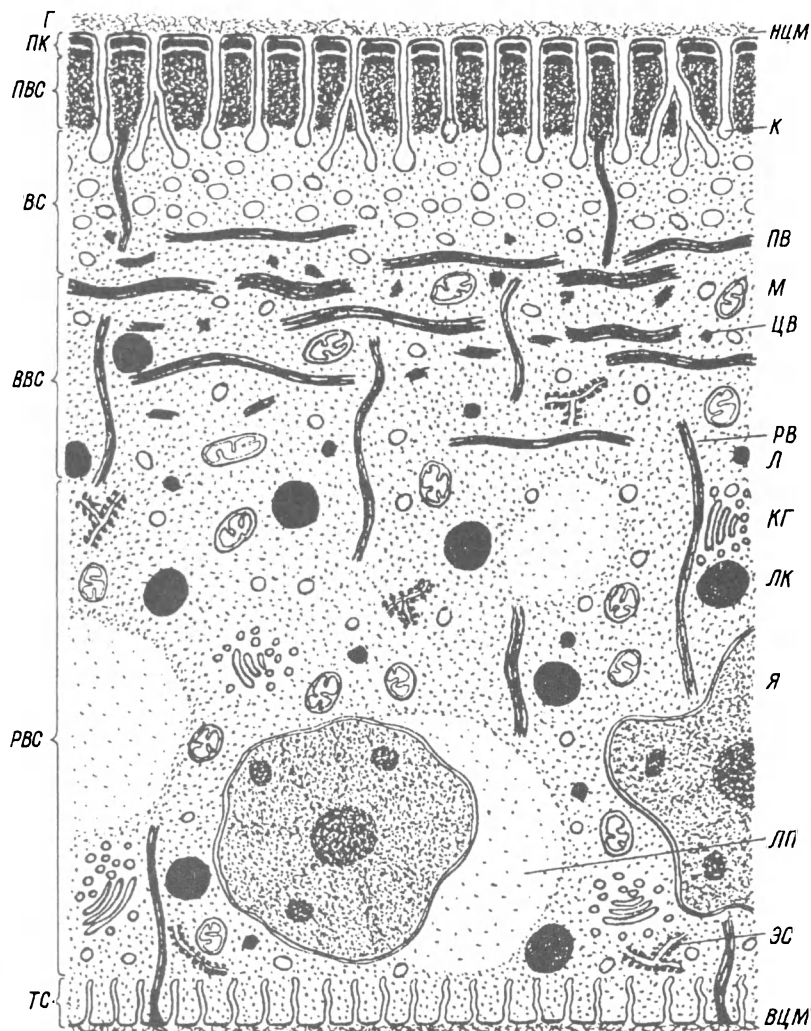


Рис. 1. Обобщенная схема тонкого строения тегумента скребней.

ВВС — войлочно-волокнистый слой; ВС — везикулярный слой; ВЦМ — базальная цитоплазматическая мембрана тегумента; Г — гликокаликс; К — каналы; КГ — комплекс Гольджи; Л — лизосомы; ЛК — липидные капли; ЛП — лакунные пространства; М — митохондрии; НЦМ — наружная (апикальная) цитоплазматическая мембрана тегумента; ПВ — продольные волокна; ПВС — поперечно-волокнистый слой; ПК — покровный комплекс; РВ — радиальные волокна; РВС — радиально-волокнистый слой; ТС — трубчатый слой; ЦВ — циркулярные волокна; ЭС — эндоплазматическая сеть; Я — ядро.

Fig. 1. General scheme of regument ultrastructure of Acanthocephala.

тающимися филаментами, мелкими гранулами (Graeber, Storch, 1978) или аморфным матриксом с включением электронноплотных частиц (Бобровских, 1992). Диаметр филаментов не превышает 10 нм (Nicholas, Mercer, 1965). Гликокаликс выявляется у большинства исследованных скребней, однако толщина его варьирует у разных видов от 0.02 мкм — у *Acanthocephalus ranae* (Hammond, 1967) и *Polymorphus minutus* (Graeber, Storch, 1978) до 0.8 — у *Macroacanthorhynchus hirudinaceus* (Graeber, Storch, 1978) и даже до 1 мкм — у *Moniliformis moniliformis* (Nicholas, Mercer, 1965). С другой стороны, по данным разных авторов, исследовавших одни и те же виды, нередко наблюдаются значительные расхождения в численных значениях толщины гликокаликса. Например, у *Echinorhynchus gadi* эта величина колеблется от 17—25

(Graeber, Storch, 1978) до 36 (Бобровских, 1992) и даже до 50—100 нм (Lange, 1970), у *M. moniliformis* — от 0.26—0.32 (Byram, Fisher, 1973) до 1 мкм (Nicholas, Mercer, 1965), а у *M. hirudinaceus* — от 0.16—0.2 (Diaz Cosin, 1972) до 0.8 мкм (Graeber, Storch, 1978). Такой разброс в значениях может быть объяснен либо различиями в методике подготовки объектов к исследованиям, либо физиологическими особенностями исследованных гельминтов.

В большей мере совпадают мнения исследователей относительно химического состава гликокаликса. Показано, что его основными компонентами являются кислые (Моппе, 1959; Crompton, 1963; Crompton, Lee, 1963; Nicholas, Mercer, 1965, и др.) и нейтральные мукополисахариды и/или гликопротеины (Wright, Lumsden, 1968). Установлено, что фосфатазная активность в гликокаликсе не проявляется (Rothman, 1967); также нет сведений о наличии в нем каких-либо других ферментов.

Гликокаликс выявляется не только у взрослых скребней, но и у личинок в течение всего периода ларвогенеза (Lumsden, 1975). Правда, Баттерворт (Butterworth, 1969) не отметила его наличия у личинок *P. minutus* на протяжении их развития от ранней акантеллы до цистаканта, однако, по другим сведениям, именно у цистакантов ряда исследованных видов (в том числе и у полиморфов) толщина гликокаликса достигает наибольших значений по сравнению с другими стадиями онтогенеза и составляет 0.7—1.4 мкм — у *M. moniliformis* (Wright, Lumsden, 1968) и 0.6—1.9 — у *P. strumoides* (Никишин, 1986). В последнем случае гликокаликс характеризуется наличием многочисленных радиально ориентированных «ребер», пронизывающих всю его толщину. «Рёбра» образованы конденсированным материалом гликокаликса и, по-видимому, играют роль армирующих элементов (Краснощеков, Никишин, 1986; Никишин, 1986). У цистакантов *P. magnus* гликокаликс также пронизан «ребрами», а его толщина колеблется от 1 до 1.5 мкм (Никишин и др., 1994). Необходимо отметить, что во всех этих случаях гликокаликс почти полностью покрывает цистакантов, за исключением инвагинированных отделов тела (пресомы и задний отдел метасомы), на поверхности которых гликокаликс остается «личиным».

В гораздо меньшей степени, чем у цистакантов или взрослых червей, выражен гликокаликс у формирующихся личинок (Wright, Lumsden, 1968). У поздней акантеллы *Arhythmorhynchus petrochenkoi* он представлен тонким прерывистым слоем (Никишин, 1985). У развивающейся акантеллы *Filicollis anatis*, поверхность которой покрыта микроворсинками, гликокаликс по своему строению сходен с таковым типичных клеток кишечного эпителия и выявляется в виде легкой «бахромы», покрывающей поверхность тегумента, микроворсинок и отшнуровывающихся от них пузырьков (Nikishin, 1992). На основании этих сведений мы предположили, что мощный слой гликокаликса у цистакантов формируется в течение достаточно короткого отрезка времени после инвагинации пресомы (Никишин, 1986). В этом случае отсутствие такого гликокаликса у развитых личинок *P. minutus* (Butterworth, 1969) можно объяснить тем, что они еще не достигли инвазионной зрелости и характерный для цистакантов гликокаликс еще не сформировался.

По-видимому, именно наличие толстого слоя гликокаликса у полностью сформированных личинок скребней послужило основанием для введения по отношению к ним термина «цистакант». Однако типичной цисты при «инцистировании» акантелл в организме промежуточного хозяина не образуется (Cable, Dill, 1967) и поэтому применение этого термина, со строго научной точки зрения, не правомерно. Тем не менее во избежание путаницы представляется целесообразным сохранение традиционной терминологии, имея в виду, что оболочка «цисты», покрывающая инцистированных личинок скребней, фактически является слоем гликокаликса.

Обращает на себя внимание морфологическое сходство гликокаликса цистакантов и имеющегося на поверхности цисты зрелых личинок цестод отряда Cyclophyllidea — цистицеркоидов. У последних, как и у цистакантов, гликокаликс представляет собой толстый (до 2 мкм и более) слой тонкофибрилярного или гомогенного материала и пронизан армирующими элементами — извитыми трубочками, являющимися модифицированными микроворсинками (Краснощеков, Никитин, 1979а, 1979б; Красно-

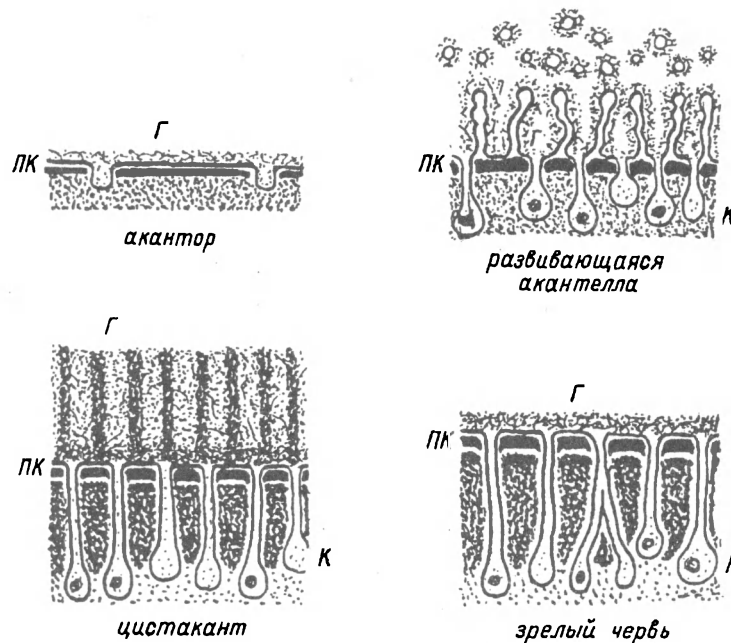


Рис. 2. Схема строения различных модификаций гликокаликса скребней.

Обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 2. Scheme of different glycoalkalix modifications in Acanthocephala.

щек и др., 1983, и др.). Как и у цистакантов гликокаликс цистицеркоидов формируется на завершающей стадии ларвогенеза в течение короткого промежутка времени (Краснощек, Никишин, 1986).

Таким образом, акантоцефалы на протяжении их жизненного цикла характеризуются как минимум тремя морфологически различными формами гликокаликса, соответствующими стадиям развивающейся акантеллы, цистаканта и взрослой особи (рис. 2). Четвертая форма гликокаликса, по-видимому, должна соответствовать акантору. Хотя обычными электронно-микроскопическими методиками гликокаликс на поверхности эмбриональных личинок *P. magnus* не удалось дифференцировать (Никишин, Краснощек, 1990), применение в качестве контрастера диоксида тория позволило выявить его прерывистый слой на поверхности аканторов *M. dubius* (Wright, Lumsden, 1970).

Вопрос о функциях гликокаликса как структуры, непосредственно контактирующей с тканями хозяина, имеет принципиальное значение для понимания всего сложного комплекса взаимосвязей паразита и хозяина. Проанализировав многочисленные работы, касающиеся роли гликокаликса у плоских червей, Краснощек (1979) пришел к выводу, что важнейшей функцией гликокаликса является инактивация протеолитических ферментов хозяина. Предполагалось также, что гликокаликс обеспечивает транспорт ионов в тегумент, принимает участие в расщеплении различных субстанций либо собственными ферментами червей, либо адсорбированными ферментами хозяина, а также может играть роль в защите гельминтов от механических воздействий и тканевых реакций хозяина. Учитывая морфологическое сходство гликокаликса скребней и паразитических плоских червей, однотипность условий обитания этих гельминтов, вполне правомочно распространить упомянутые гипотезы и на гликокаликс скребней. Анализ литературы, касающийся этого аспекта, свидетельствует, что предположение Монне (Моппе, 1959) о значении гликокаликса акантоцефал в защите от протеолитических энзимов хозяина поддерживается большинством авторов (Wright, Lumsden,

1968; Lumsden, 1975; Богдавленский, Иванова, 1978). Однако в отличие от цестод гликокаликс скребней действует не как ингибитор ферментов хозяина (Ruff e. a., 1973), а как электростатическое сито, непроницаемое для этих ферментов (Wright, Lumsden, 1968). Предполагается также (Wright, Lumsden, 1968), что гликокаликс скребней может действовать аналогично ионообменным смолам, способствуя избирательному транспорту ионов в покровные ткани.

Функции гликокаликса цистакантов, имеющего уникальную структуру, по-видимому, заключаются в обеспечении инвазии окончательного хозяина. Предполагалось, что у цистицеркоидов он обеспечивает адгезию личинки к стенке кишечника хозяина после освобождения личинки от защитных оболочек (Rees, 1973; Gabrion, Gabrion, 1975; Краснощеков, 1979). Возможно, это предположение справедливо и для цистакантов. Однако нельзя не учитывать, что у цистакантов, как и у цистицеркоидов, мощный слой гликокаликса формируется на завершающем этапе ларвогенеза одновременно с переходом полностью развитых личинок в состояние «диапаузы». Это дало основание рассматривать гликокаликс ларвоцист как адаптацию к обеспечению их длительного переживания в промежуточном хозяине. Предположено, что в этом случае активная защита развивающихся личинок от клеточных реакций хозяина меняется на пассивную, действующую по принципу биохимической мимикрии (Краснощеков, Никишин, 1986).

Покровный комплекс. Электронно-микроскопические исследования убедительно доказали отсутствие у скребней, как и у плоских червей, типичной кутикулы, характерной, например, для нематод, аннелид или артропод (Byram, Fisher, 1973; Lumsden, 1975; Chappell, 1980, и др.). Тегумент всех исследованных скребней покрыт снаружи цитоплазматической мембраной, имеющей типичную структуру. Толщина ее, по разным данным, варьирует от 8 (Nicholas, Mercer, 1965) до 12.5 нм (Wright, Lumsden, 1968). Чаще указываются значения 11.5—12 нм (Byram, Fisher, 1973; Graeber, Storch, 1978). С наружной мембраной тесно связан прилежащий гликокаликс.

Большинство исследователей подчеркивают сложную, многослойную, но в то же время сходную у разных видов организацию поверхностной части покрова скребней. Отмечаемые различия касаются главным образом структуры, непосредственно подстилающей поверхностную мембрану. Ее интерпретируют как кутикулу (Crompton, Lee, 1965; Diaz Cosin, 1972; Beerman e. a., 1974), электронноплотную полосу (Stranack e. a., 1966), перфорированный слой (Lange, 1970) или субплазматическую мембрану (Nicholas, Mercer, 1965; Graeber, Storch, 1978). По мнению Хаммонда (Hammond, 1967), поверхность *A. ranae* образована кутикулой, которая ограничена снаружи цитоплазматической мембраной, а изнутри — мембраной неясного строения около 8 нм толщины. У *M. moniliformis* в участке тегумента, расположенном под поверхностной мембраной, описана «терминальная паутина», материал которой апикально сгущается в виде слоя 10 нм толщины. От мембраны этот слой отделен слоем свободной от органелл и включений цитоплазмы 26 нм толщины (Byram, Fisher, 1973). У *E. gadi* под наружной мембраной имеется слой электронноплотного материала 48 нм толщины, отделенный от глубже расположенного кортикального матрикса узким светлым пространством (Бобровских, 1992). В сущности во всех случаях речь идет о двух пластинковидных образованиях, расположенных под цитоплазматической мембраной. Наружная пластинка, в работах ранних авторов именуемая кутикулой, или вплотную прилежит к поверхностной мембране (Crompton, Lee, 1965; Hammond, 1967; Beerman e. a., 1974), или находится от нее на некотором расстоянии (от 15 нм — Lange, 1970 до 53 нм — Graeber, Storch, 1978). На основании ее поверхностного, но внутрисимпластического расположения мы предложили для нее термин «псевдокутикулярная пластинка» (Никишин, 1985, 1986). Вплотную к ней или на некотором расстоянии (15 нм — Никишин, 1985) расположена вторая пластинковидная структура, образованная материалом высокой электронной плотности. Очевидно, что термин «субплазматическая мембрана» (Wright, Lumsden, 1969) в этом случае некорректен. Учитывая вышесказанное, нам представляется целесообразным объеди-

нение наружной цитоплазматической мембраны и обеих пластинковидных структур одним понятием «покровный комплекс» (Никишин, 1985).

Процесс формирования покровного комплекса в онтогенезе остается до конца не изученным. Тем не менее имеющиеся разрозненные сведения позволяют предполагать, что покровный комплекс формируется еще на завершающей стадии морфогенеза и в дальнейшем существенных изменений не претерпевает. Так, у акантора *P. magnus* общая толщина комплекса составляет 30—40 нм (Никишин, Краснощеков, 1990), у поздней акантеллы *A. petrochenkoi* — около 50 (Никишин, 1985), у цистакантов *P. strumosoides* 50—80 (Никишин, 1986) и *P. magnus* — 50—100 нм (Никишин и др., 1994). У взрослых гельминтов его размеры колеблются в тех же пределах. Это позволяет предположить, что адаптация скребней к условиям жизни в разных хозяевах и к их смене осуществляется не в результате морфологической перестройки покровов, а путем смены форм гликокаликса (Никишин, Краснощеков, 1990).

Поперечно-волоконистый слой. Термин впервые использован Барабашовой (1965). В западной литературе утвердилось название «полосатый слой» (striped layer, Streifenzone). Тем самым подчеркивается его исчерченность в радиальном направлении, видимая в световом микроскопе и вызванная наличием в нем многочисленных каналов. Протяженность этих каналов и определяет толщину описываемого слоя, которая варьирует от 1—4 мкм у неоехиноринхид до 6—10 — у олигаканторинхид, полиморфид или филликолид (Богоявленский, Иванова, 1978).

Термины «каналы» или «поры-каналы» используются большинством авторов, хотя, строго говоря, они таковыми не являются, а представляют собой инвагинации поверхностной цитоплазматической мембраны. Морфологические особенности описываемых структур точно отражают термин «крипты» (Byram, Fisher, 1973; Tarschewski, 1989a, 1989b), однако распространения этот термин пока не получил. Нам представляется целесообразным пока придерживаться наиболее распространенной терминологии во избежание путаницы.

Морфология каналов достаточно однотипна у разных видов, но имеются некоторые различия между каналами метасомы и пресомы. В области метасомы каналы имеют ампуловидную форму с расширенной базальной частью. Во многих случаях наблюдается ветвление каналов. Впрочем, у неоднократно изученных видов сведения разных авторов по этому факту могут быть противоположными, например у *E. gadi*, *P. minutus* или *M. moniliformis*. Предполагается, что такие различия могут быть связаны с различным физиологическим состоянием исследованных червей (Graeber, Storch, 1978).

Диаметр устьев каналов варьирует в довольно широких пределах: у *Pomphorhynchus laevis* — около 15 нм (Stranack e. a., 1966), у *M. hirudinaceus* — около 30 (Diaz Cosin, 1972), у *M. moniliformis* — 12—42 (Byram, Fisher, 1973), у *A. ranae* — около 50, у *E. gadi* — от 40—50 (Graeber, Storch, 1978) — до 60—70 (Lange, 1970), у *A. lucii* — 20 нм (Graeber, Storch, 1978). В ряде случаев диаметр пор измерить не удастся ввиду их малых размеров или же из-за материала, заполняющего их просветы (Graeber, Storch, 1978). По нашим сведениям, у цистакантов *P. strumosoides* диаметр пор составляет 12—18 нм, однако некоторые поры расширены до 47 нм (Никишин, 1986). У цистакантов *P. magnus* диаметр пор не превышает 60 нм (Никишин и др., 1994), а у поздней акантеллы *A. petrochenkoi* некоторые поры расширены до 90 нм (Никишин, 1985). Размер пор имеет принципиальное значение, поскольку система каналов рассматривается как механизм увеличения площади сорбционной поверхности. У *M. moniliformis* показано 44-кратное увеличение поверхности (Byram, Fisher, 1973). Однако Граебер и Шторх считают это значение ошибочным; по их расчетам, увеличение у этого вида не превышает 27-кратного. Для *A. lucii* и *P. minutus*, у которых каналы также не ветвятся (Graeber, Storch, 1978), расчетное увеличение площади поверхности составляет соответственно 20 и 29 крат, а для *E. gadi* с сильно ветвящимися каналами это значение достигает 62 крат (Graeber, Storch, 1978). Диаметр пор зависит не только от таксономического положения исследуемого скребня, но и (возможно, в гораздо большей степени) от его физиологического

состояния или стадии развития. По нашим данным, у развивающихся акантелл *Filicollis anatis* количество пор даже визуально значительно превышает таковое у взрослых гельминтов, а их диаметр достигает 90 нм, что связано с активностью каналов, через которые происходит секреция материала капсулы. После завершения секреции диаметр пор не превышает 30 нм (Nikishin, 1992). Приведенный пример также свидетельствует о полифункциональности каналов, функции которых меняются в зависимости от стадии развития скребня.

На большем своем протяжении каналы окружены плотным материалом (интрасимпластное уплотнение — Вельш, Шторх, 1976, кортикальный матрикс — Бобровских, 1993; осмиофильный материал — Никишин и др., 1994), остальная часть слоя заполнена мелкозернистой цитоплазмой с небольшим количеством включений. Интересная особенность выявлена в строении этого слоя у *E. gadi* (Lange, 1970; Бобровских, 1992). У представителей этого вида кортикальный матрикс заполняет не всю дистальную часть полосатого слоя. Вокруг каналов выявляется узкий слой более светлой цитоплазмы. Таким образом, каждый тегументальный канал находится в своеобразном «отростке» глубжележащей цитоплазмы. Внимательное изучение иллюстраций в работах других авторов позволяет предполагать наличие сходных особенностей и у некоторых других видов.

У скребней *M. moniliformis* в поперечно-волокнистом слое описана «терминальная паутина», образованная компактно расположенными филаментами, которые представляют собой цепочки плотного материала в виде мелких бусинок или дисков (Byram, Fisher, 1973). По мнению этих авторов, такая структура поверхностной части тегумента сходна с «терминальной паутиной» многих типичных эпителиальных клеток и выполняет стабилизирующую функцию, противодействуя механическому воздействию на этот слой. Аналогичная филаментная сеть отмечена у средних акантелл *P. minutus* (Butterworth, 1969) и *F. anatis* (наши неопубликованные данные), однако у поздней акантеллы *A. petrochenkoi* он не выявлен (Никишин, 1985). Это различие трудно интерпретировать ввиду недостатка данных, однако, на наш взгляд, оно скорее может быть связано с особенностями экологии или физиологии исследованных червей, нежели является видовой их характеристикой. Необходимо подчеркнуть, что личинки, у которых отмечена «терминальная паутина», выращивались в условиях эксперимента, а акантеллы *A. petrochenkoi* были извлечены из спонтанно инвазированных рачков. В любом случае поперечно-волокнистый слой тегумента цистакантов по своим основным ультраструктурным характеристикам не отличается от такового у взрослых скребней.

Везикулярный слой. Термин введен Баттерворт (Butterworth, 1969). Ранее этот слой рассматривался как внутренняя часть поперечно-волокнистого слоя (Byram, Fisher, 1973) или как дистальная часть глубжележащего войлочного-волокнистого слоя. Однако в отличие от последнего в нем отсутствуют волокна, ориентированные параллельно поверхности тела, но имеются органеллы (по данным разных авторов: митохондрии, элементы эндоплазматического ретикулума, лизосомы, рибосомы) и включения (везикулы различной морфологии, липидные капли), что и явилось основанием для выделения этого участка тегумента в самостоятельный слой (Nicholas, Mercer, 1965; Hammond, 1967; Graeber, Storch, 1978). В его наружной части заканчиваются каналы, пересекающие поперечно-волокнистый слой тегумента. Целесообразность выделения везикулярного слоя подчеркивается не только его отличной от соседних слоев морфологией, но и его очевидным значением в метаболизме скребней. В пользу этого свидетельствуют интересные результаты исследований скребней *M. moniliformis*. Большое количество мембранных пузырьков в этом слое на основании положительных тестов на кислую фосфатазу идентифицированы как лизосомы (Byram, Fisher, 1973). Авторами выделены пять типов лизосом, из которых четыре обнаруживаются в везикулярном слое. По их мнению, лизосомы этого слоя сливаются с пиноцитозными пузырьками и таким образом обеспечивают утилизацию их содержимого. Также получены данные, свидетельствующие о миграции везикул слоя в расширенные окончания каналов поперечно-волокнистого отдела (Никишин и др.,



1994). Функциональное значение этого процесса остается неясным: либо он является морфологическим выражением секреции материала гликокаликса, либо отражает процесс экскреции продуктов метаболизма.

Войлочно-волоконистый слой. Название дано Мейером (Meyer, 1933 — Filzfaserschichte). В настоящее время в зарубежной литературе чаще используется термин «войлочный слой» (felt layer). Этот слой не имеет морфологически оформленных границ, однако легко дифференцируется по имеющимся в нем многочисленным волокнам, расположенным в плоскости, параллельной поверхности тела червей. Ориентация волокон, их количество и размеры различны у представителей разных систематических групп и могут широко варьировать даже в пределах одного семейства. Богоявленский и Иванова (1978) отмечают, что наиболее просто войлочно-волоконистый слой тегумента организован у представителей сем. Neoechinorhynchidae, у которых кольцевые и продольные волокна более или менее равномерно распределены по всему слою (что подтверждается результатами электронно-микроскопических исследований — Beerhmann e. a., 1974), имеют меньшие, чем у представителей других семейств, размеры и слабее окрашиваются гистохимическими красителями. У многих эхиноринхид эти волокна имеют больший диаметр и оформлены в группы или слои, количество которых варьирует у разных видов от 3 до 6. У представителей других семейств (Polymorphidae, Pomphorhynchidae, Filicoliidae, Rhadinorhynchidae и Oligacanthorhynchidae) продольные и кольцевые волокна организованы в виде четко оформленных чередующихся групп.

К сожалению, лишь в некоторых работах, выполненных с применением электронной микроскопии, имеются сведения о расположении и морфологии волокон войлочного слоя. Так, у *E. gadi* волокна организованы в 3 слоя, крайние из которых имеют продольную ориентацию, а центральный — поперечную (Бобровских, 1992). У цистакантов *P. strumosoides* и *P. magnus* можно выделить 5 слоев, в которых волокна различаются по ориентации и размерам (Никишин, 1986; Никишин и др., 1994). Элементы крайних и центрального слоев ориентированы в продольном направлении и имеют в диаметре 0.15—0.2 мкм, волокна 2 других слоев ориентированы в поперечном направлении и имеют в диаметре 0.25—0.35 мкм. Каждое волокно имеет вид толстостенной незамкнутой трубки, стенка которой образована филаментами 40—50 нм толщины.

Сходное строение имеют волокна войлочного слоя у скребней других видов, при этом их диаметр может быть или примерно таким же (0.16—0.39 мкм у *E. gadi* — Lange, 1970) или же немного меньшим (0.06—0.12 мкм у *M. moniliformis* — Byram, Fisher, 1973). Во всех случаях, однако, отмечается сложная структура волокон, образованных более тонкими филаментами. Протяженность каждого волокна на ультратонких срезах в большинстве случаев измерить не удастся.

В последнее время появляются сведения о более сложной организации фиброзных компонентов в этом слое. У *E. gadi* здесь обнаружены три типа фиброзных структур (Бобровских, 1992): микрофибриллы в диаметре 50 нм, электронноплотные фибриллы — 0.26 и 1.18 мкм длины и волокна (аналогичные вышеупомянутым) до 4.8 мкм максимальной длины и в диаметре 0.24—0.36 мкм. Последние образованы электронноплотным материалом, в толщине которого выявляются от 3 до 11 узких светлых продольных каналов; при этом толщина «стенок» волокон составляет 60 нм.

Кроме волокон в этом слое обнаруживается довольно богатый набор органелл и включений, в определенной степени варьирующий у разных видов. Помимо митохондрий и разнообразных везикул, характерных для почти всех изученных видов, здесь отмечаются: у *M. moniliformis*, по одним сведениям — капли липидов, частицы гликогена и лизосомы (Byram, Fisher, 1973), по другим — элементы гладкой эндоплазматической сети (ЭС), комплекс Гольджи, липиды и гликоген (Nicholas, Mercer, 1965); у *P. laevis* — гладкая ЭС (Stranack e. a., 1966); у *A. ranae* — комплекс Гольджи и предположительно рибосомы и частицы гликогена (Hammond, 1967); у *M. hirudinaceus* — лизосомы и гладкая ЭС (Diaz Cosin, 1972); у поздней акантеллы *A. petrochenkoi* — митохондрии, полисомы, комплексы Гольджи, липиды, гранулы, сходные

с выявляемыми в комплексе Гольджи, и фибриллярные тельца (Никишин, 1985). У *P. minutus* типичная гранулярная ЭС не выявлена, но авторы допускают наличие гладкой ЭС (Crompton, Lee, 1965). У развивающихся личинок этого вида наряду с липидными каплями и частицами гликогена в войлочно-волокнутом слое весьма многочисленны митохондрии, элементы комплекса Гольджи и ЭС (Butterworth, 1969), которые, по мнению автора, принимают участие в синтезе материала фибрилл не только в этом, но и в других слоях тегмента. Столь широкое и нередко противоречивое разнообразие выявляемых субклеточных элементов можно было бы объяснить различиями в методиках подготовки препаратов. Однако более существенной причиной этого расхождения, на наш взгляд, являются трудности в интерпретации электронограмм не только из-за обилия и плотного расположения волокон, но и вследствие необычного вида некоторых органоидов. Так, имеются сведения о «нетипичной» организации митохондрий, выявляемых в тегменте некоторых взрослых акантоцефалов (Nicholas, Mercer, 1965). Бобровских (1992) вообще подвергает сомнению сведения о наличии митохондрий в тегменте скребней и считает, что принимаемые за них образования являются скорее полимембранными тельцами, нежели митохондриями. По нашим данным, митохондрии необычного строения, имеющие короткие немногочисленные кристы, прозрачный матрикс и напоминающие пузырьки, наблюдались у поздней акантеллы *A. petrochenkoii* (Никишин, 1985). Не исключено, что и другие органоиды имеют необычную структуру.

Необычная форма митохондрий дала основание предполагать возможность их дегенерации у взрослых скребней (Nicholas, Mercer, 1965). Авторы отмечают, что митохондрии лучше развиты у незрелых червей. По их мнению, причиной угнетенного состояния митохондрий может быть то, что скребни являются факультативными анаэробами (Laurie, 1957, 1959, цит. по: Nicholas, Mercer, 1965). На примере *P. minutus* было показано, что в отличие от мелких с немногочисленными короткими кристами митохондрий взрослых червей (Crompton, Lee, 1965) митохондрии развивающихся акантелл значительно крупнее и имеют хорошо развитую систему крист (Butterworth, 1969). Баттерворт объясняет это тем, что акантеллы в промежуточном хозяине находятся в окружении богатой кислородом гемолимфы и, таким образом, имеют, скорее всего, аэробный путь метаболизма, в отличие от анаэробного, свойственного взрослым червям.

Гистохимически в войлочно-волокнутом и в особенности в глубжележащем радиально-волокнутом слоях определяются значительные количества гликогена (Crompton, 1963), однако электронно-микроскопически этот факт подтвержден только у *M. moniliformis* (Byram, Fisher, 1973), *P. minutus* (Crompton, Lee, 1965) и *E. gadi* (Lange, 1970). Известно, что гликоген «длительного хранения» откладывается в виде  $\alpha$ -частиц 150—200 нм в диаметре, легко регистрируемых при использовании стандартных методик электронной микроскопии (Гайер, 1974). Гликоген этой модификации обнаружен в самых разных органах гельминтов, например у цестод в паренхимных клетках (Lumsden, 1965; Никишин, 1983).  $\delta$ -частицы гликогена 20—40 нм в диаметре предназначены для «оперативного использования» и у паразитических плоских червей часто обнаруживаются в мышечных клетках (Lumsden, 1965), однако их идентификация на электронограммах затруднена ввиду их внешней схожести с рибосомами, но возможна после дополнительного подкрашивания срезов солями свинца (Гайер, 1974). По-видимому, именно  $\delta$ -частицы гликогена наблюдали Бирам и Фишер, поскольку размеры этих частиц, по их данным, составляли 20—25 нм в диаметре. Ланге с уверенностью указывает на наличие  $\delta$ -частиц гликогена в тегменте *E. gadi* (Lange, 1970), а Бобровских (1992) допускает такую возможность.  $\gamma$ -частицы гликогена ввиду их малых размеров (3—4 нм в диаметре) обычными электронно-микроскопическими методиками не выявляются. Для точного определения, в каких формах и каких количествах происходит отложение гликогена в тегменте скребней, необходимы специальные цитохимические исследования; имеющиеся же данные позволяют лишь утверждать, что у изученных скребней гликоген в форме  $\alpha$ -частиц не

необходимо иметь в виду возможность потери части гликогена в исследуемых образцах при их подготовке к исследованию (Lange, 1970).

Радиально-волокнистый слой. Термин предложен Мейером (Radiarfibrillenschicht) (Meyer, 1933). В настоящее время чаще используется название «радиальный слой» (radial layer). По сравнению с другими отделами тегумента этот слой наиболее толстый и отличается наибольшим разнообразием и количеством субклеточных структур. Весьма характерны для него многочисленные волокна, пересекающие его в направлении, перпендикулярном поверхности тела. Основания волокон связаны с внутренней цитоплазматической мембраной тегумента, вершины — с покровным комплексом (Богоявленский, Иванова, 1978). По своим гистохимическим характеристикам волокна радиально-волокнистого слоя сходны с волокнами войлочного-волокнистого слоя (Богоявленский, Иванова, 1978), однако строение и размеры их различаются у разных видов. У *M. moniliformis* эти волокна имеют в диаметре 0.71 мкм и образованы плотно расположенными параллельными филаментами 3 нм толщины (Bugam, Fisher, 1973). Сходным образом они устроены у *E. gadi*, но диаметр их меньше и не превышает 0.51 мкм (Бобровских, 1992). У *P. strumosoides* их диаметр варьирует в пределах 0.1—0.25 мкм (Никишин, 1986). У *P. laevis* волокна этого слоя в отличие от имеющихся в войлочном-волокнистом слое окружены элементами ЭС (Stranack e. a., 1966). У некоторых видов основания радиальных волокон имеют вид «прядеобразных пучков» (Барабашова, 1965). Имеются сведения о ветвлении этих волокон (Gupta, Lata, 1967; Hammond, 1967).

Характерной особенностью радиально-волокнистого слоя является также наличие в нем системы лакун. На электронограммах они представляют собой участки мелкозернистой цитоплазмы, в которой могут располагаться ядра или их фрагменты, а также включения в виде липидных капель, мультивезикулярных телец и скоплений пузырьков (Hammond, 1967). Стенки лакун морфологически не оформлены, однако вдоль их границ нередко наблюдаются скопления фибриллярных элементов (Бобровских, 1992) или митохондрий и различных включений (Никишин, 1986). Возможно, именно обнаружение пограничных элементов привело к описанию лакун как «тонкостенных» каналов (Strompton, Lee, 1965); позднее это мнение не подтвердилось. Гигантские лакуны, лишенные ядер, обнаружены вблизи внутренней цитоплазматической мембраны тегумента *E. gadi* (Бобровских, 1992). От окружающей цитоплазмы эти лакуны отделены толстыми волокнами, сходными с радиальными.

Ядра, как и лакуны, располагаются преимущественно во внутренней половине радиально-волокнистого слоя. Количество, распределение и микроморфология ядер тегумента хорошо известны и подробно проанализированы в монографии Богоявленского и Ивановой (1978), однако их ультраструктура изучена лишь нескольких видов. У *M. moniliformis* они достигают в размере 50 мкм и более, имеют «амебоидную» форму и характеризуются большим количеством ядрышек (по 5—6 на одном срезе). Каждое ядрышко имеет в диаметре по 3 мкм и более и состоит из гомогенной (центральной) и гранулярной (периферической) зон. Ядерный хроматин в виде мелких глыбок равномерно распределен по всей кариоплазме (Bugam, Fisher, 1973). Авторы подчеркивают, что у исследованного вида количество тегументальных ядер постоянно.

У *E. gadi*, напротив, в тегументе выявлено большое количество ядер разных форм и размеров, средние значения которых составляют  $19 \times 9$  мкм (Бобровских, 1992). По данным Ланге (Lange, 1970), для этих ядер характерно отсутствие ядрышек и хроматина, однако, по другим данным, выявляются мелкие глыбки хроматина; кроме того, в некоторых из них обнаруживаются кристаллоподобные структуры (Бобровских, 1993). У цистакантов *P. strumosoides* форма ядер тегумента также широко варьирует, но размеры их меньше —  $8\text{—}9 \times 2.7\text{—}4$  мкм (Никишин, 1986). Строение ядрышек и хроматина не отличается от описанного у *M. moniliformis*.

Как уже отмечалось выше, радиально-волокнистый слой отличается от других участков тегумента обилием и наибольшим разнообразием органелл и включений (табл. 2). Богатый набор органелл, наличие ядер, а также развитая система лакун свидетельствуют в пользу вывода о том, что радиально-волокнистый слой тегумента

Таблица 2

Органеллы и включения, выявленные в радиально-волокнутом слое тегумента  
(ядра и фибриллярные элементы см. в тексте)

Table 2. Organelles and inclusions revealed in the radial-fiber layer of tegument

Вид исследованных акантоцефалов	Органеллы радиально- волокнутого слоя	Включения радиально- волокнутого слоя
<i>Moniliformis moniliformis</i> (Nicholas, Mercer, 1965)	Митохондрии, комплекс Гольджи, ЭС, рибосомы (предпол.)	Липиды, плотные гранулы
<i>M. moniliformis</i> (Byram, Fisher, 1973)	Митохондрии, комплекс Гольджи, лизосомы, гранулярная ЭС	Липиды, гликоген, везикулы
<i>Macroacanthorhynchus hirudinaceus</i> (Diza Cosin, 1972)	Митохондрии, лизосомы, ЭС	Гликоген, везикулы
<i>Echinorhynchus gadi</i> (Lange, 1970)	Митохондрии, рибосомы	Липиды, гликоген, кристаллы
<i>E. gadi</i> (Бобровских, 1992)		Кристаллы, мультимембранные тельца
<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Stranack et al., 1966)	Митохондрии, ЭС	Везикулы
<i>Octospinifer macilentus</i> (Beerman et al., 1974)	Митохондрии, ЭС, рибосомы	Гликоген, везикулы
<i>Acanthocephalus ranae</i> (Hammond, 1967)	Митохондрии, комплекс Гольджи, рибосомы (предпол.)	Гликоген (предпол.), везикулы
<i>Polymorphus minutus</i> (Crompton, Lee, 1965)	Митохондрии, гладкая ЭС (предпол.)	Гликоген
<i>P. minutus</i> — развивающаяся акантелла (Butterworth, 1969)	Митохондрии, комплекс Гольджи, ЭС	Липиды
<i>Arhythmorhynchus petrochenkoi</i> — поздняя акантелла (Никишин, 1985)	Митохондрии, комплекс Гольджи, гранулярная ЭС, рибосомы	Липиды, ламеллярные тельца, «полости» с разнообразным содержимым
<i>Polymorphus strumosoides</i> — цистакант (Никишин, 1986)	Митохондрии, комплекс Гольджи, гранулярная ЭС	Липиды
<i>Polymorphus magnus</i> — цистакант (Никишин и др., 1994)	Митохондрии, рибосомы	»

свидетельствуют в пользу вывода о том, что радиально-волокнустый слой тегумента является метаболическим центром скребней (Crompton, 1963). Хотя специальные исследования и не проводилось, но можно предполагать, что в течение жизненного цикла скребней набор органелл в этом участке тегумента может несколько изменяться. У развивающихся личинок здесь могут преобладать органоиды, участвующие в образовании фибриллярных и иных компонентов тегумента, тогда как у взрослых скребней могут быть лучше развиты структуры, связанные с метаболическими процессами, в частности трофическими. Возможно, именно разным возрастом исследованных червей объясняются различия в результатах изучения состава радиально-волокнутого и других участков тегумента, полученных разными авторами.

**Трубочковый слой.** Изнутри тегумент ограничен складчатой цитоплазматической мембраной 9.5 нм толщины (Byram, Fisher, 1973). Иногда ее называют базальной мембраной. У скребней, как и у многих других червей, например плоских тегумент подостлан более или менее мощным слоем межклеточного материала (=базальной пластинкой), который нередко неправильно обозначают как слой соединительнотканых волокон.

Радиально-волокнустый слой у всех исследованных видов характеризуется наличием многочисленных инвагинаций внутренней цитоплазматической мембраны и на

менее многочисленных везикул. Столь необычная структура этого участка тегумента дала основание некоторым исследователям выделить его в особый слой (базальный везикулярный слой — Graeber, Storch, 1978; везикулярная дерма — Stranack e. a. 1966; трубчатый слой — Никишин, 1986). Структура этого слоя несколько варьирует у разных видов. В ряде случаев инвагинации вздуты, а везикулы рассматриваются как их поперечные срезы (Stranack e. a., 1966). У *M. moniliformis* инвагинации имеют вид трубочек 45 нм в диаметре и до 1.2 мкм длины (Byram, Fisher 1973). У цистакантов *P. strumosoides* в одних участках тегумента инвагинации расширены и напоминают везикулы, в других — выглядят как апикально расширенные трубочки 20—30 нм в диаметре и от 0.3 до 1.1 мкм длины, причем в их просвете иногда наблюдаются электронноплотные гранулы 14—15 нм в диаметре (Никишин 1986), предположительно имеющие липидную природу (Crompton, Lee, 1965).

Функциональная роль этого слоя, и в частности инвагинаций внутренней цитоплазматической мембраны, остается неясной. Кромптон и Ли, первыми обратившие внимание на его необычную структуру, подчеркивают его особую роль в обменных процессах, в частности в обмене липидов (Crompton, Lee, 1965). Предполагалось, что через инвагинации осуществляется транспортировка материалов (липидов?) из глуболежащих тканей или первичной полости в толщу тегумента (Hammond, 1967). По-видимому, нельзя исключить и обратный процесс. Наконец, признавая транспортную роль трубчатого слоя, образование инвагинаций и, как следствие, увеличение поверхности внутренней цитоплазматической мембраны тегумента рассматривались как приспособление для более прочной связи его с подлежащей тканью (Miller, Dunagan, 1985).

К внутренней плазматической мембране тегумента скребней *O. macilentus* со стороны базальной пластинки прилежит слой материала, напоминающего гликокаликс (Weertman e. a., 1974). На электронограммах он имеет вид тонкой электронноплотной прерывистой пластинки, разрывы которой соответствуют устьям инвагинаций базальной мембраны. Неясно, действительно ли этот материал является производным внутренней плазматической мембраны или же описываемый слой представляет собой самую наружную зону базальной пластинки.

Производные тегумента. К числу производных тегумента следует отнести шипики, обнаруживаемые у представителей многих видов, и микроворсинки, характерные для развивающейся акантеллы. Ультраструктура шипиков изучена у представителей всего двух видов скребней, относящихся к роду *Polymorphus*. Кромптон и Ли (Crompton, Lee, 1965) подтвердили ранее высказанное мнение (Crompton, 1963) о том, что у *P. minutus* шипики являются выростами войлочного-волокнутого слоя тегумента. По их данным, скелетную основу шипиков составляют фибриллы, ориентированные вдоль их продольной оси и собранные в виде конуса, покрытого поперечно-волокнустым слоем тегумента. Этот слой характеризуется меньшей толщиной и меньшим количеством каналов, длина которых также существенно меньше.

Согласно нашим данным, шипики *P. magnus* состоят из двух отделов: проксимального, погруженного в толщу тегумента, и дистального. Основным структурным элементом обоих отделов являются трубчатые структуры 21—25 нм в диаметре. Их дистальные концы преимущественно «светлые», только часть их заполнена электронноплотным содержимым. Снаружи этот отдел шипика покрыт покровным комплексом с очень многочисленными порами, а в его центральной части располагаются продольно ориентированные цитоплазматические каналы, продолжающиеся и в проксимальный отдел. В последнем трубчатые структуры, заполненные плотным содержимым, располагаются в виде периферического цилиндра, а «светлые» заполняют его центральную часть. В основании шипиков выявляются значительные скопления митохондрий (Никишин и др., 1994).

Анализ тонкого строения шипиков подтверждает распространенное мнение о них как о дополнительных фиксаторных образованиях. В то же время необходимо иметь в виду, что скребни многих видов фиксируются в стенке кишечника хозяина только с помощью хоботка, а метасома, включая и покрытый шипиками ее передний отдел,

располагается свободно в просвете кишечника. В связи с этим было предложено рассматривать шипики в качестве структур, препятствующих прилеганию тела скребней к слизистой кишечника хозяина и способствующих формированию хозяинно-паразитарного пространства (Никишин и др., 1994).

**Микроворсинки.** Впервые микроворсинки были обнаружены у скребней *M. moniliformis* через 8 дней после заражения промежуточного хозяина. При этом было установлено, что именно микроворсинки ответственны за формирование большей части капсулы, окружающей личинку во время ее развития и жизни в промежуточном хозяине. Наличия микроворсинок у акантелл *P. minutus* отмечено не было (Butterworth, 1969).

У развивающихся акантелл *P. anatis* короткие микроворсинки обнаруживаются на 10-й день после инвазии промежуточного хозяина (Nikishin, 1992). Диаметр их составляет 0.03—0.04 мкм, а длина варьирует от 0.08 до 0.33 мкм. Микроворсинки заканчиваются апикальными расширениями 0.06—0.12 мкм в диаметре, которые со временем отшнуровываются от «ножки» микроворсинки и участвуют в формировании центрального слоя окружающей капсулы. На 60-й день развития личинки микроворсинки отделяются от поверхности тегумента и вместе с материалом, выделенным через каналы поперечно-волокнутого слоя, образуют внутренний слой капсулы. На других этапах жизненного цикла микроворсинки не обнаруживаются.

### Особенности дифференцировки тегумента

**Тегумент пресомы.** По-видимому, Граебер и Шторх имели в виду лишь общую схему строения тегумента, когда делали свой вывод об отсутствии «значительных различий в интегументе разных участков тела» (Graeber, Storch, 1978). На светомикроскопическом уровне показано, что у многих исследованных скребней тегумент пресомы значительно тоньше, чем метасомы, а строение его слоев упрощено (Богоявленский, Иванова, 1978). Этот вывод был подтвержден результатами электронно-микроскопических исследований. Для тегумента пресомы скребней *P. minutus* характерен значительно менее толстый радиально-волокнустый слой, чем метасомы, в составе же тегумента хоботка отсутствуют типичные войлочно-волокнустый и радиально-волокнустый слои, а поперечно-волокнустый слой содержит каналы, заполненные в отличие от каналов метасомы электронноплотным содержимым (Crompton, Lee, 1965). По сравнению с метасомой количество каналов в тегументе пресомы незначительно, они имеют меньшую длину и более широкие просветы. У цистакантов этого же вида выявлены сходные особенности в строении тегумента пресомы (Butterworth, 1969). На поверхности тегумента пресомы *A. ranae* и *P. laevis* располагается мощный (участками до 1.5 мкм) слой электронноплотного материала, предположительно липидной природы (Hammond, 1967; Wanstall e. a., 1990).

В составе тегумента шейки скребней *M. hirudinacues* выделяются поперечно-волокнустый, модифицированный радиально-волокнустый и трубчатый слои, причем не отмечается наличия в тегументе каких-либо органелл, а из включений обнаружены лишь фиброзные элементы, липидные капли и везикулы (Diaz Cosin, 1972). В отличие от метасомы тегумент пресомы скребней *M. moniliformis*, полученных в условиях лабораторного эксперимента, характеризуется большим количеством митохондрий и фиброзных элементов (Taraschewski e. a., 1989). Поперечно-волокнустый и трубчатый слои имели меньшую толщину, зато в толще тегумента вблизи его основания был обнаружен так называемый «внутренний фиброзный слой», образованный продольно ориентированными и беспорядочно организованными фибриллами.

Ультраструктурные особенности разных участков тела отмечались и у скребней *Neoechinorhynchus rutili* (Taraschewski, 1989a). В отличие от метасомы тегумент пресомы у этого вида покрыт слоем осмиофильного материала около 10 мкм толщи-

ны, поперечно-волокнистый слой примерно в половину тоньше, каналы не имеют разветвлений и характеризуются суженными устьями, а в их просветах выявляется электронноплотный материал, сходный с материалом, покрывающим тегумент. Количество митохондрий в тегументе пресомы значительно превышает таковое в тегументе метасомы. Войлочно-волокнистый слой отмечен только в короткой шейке. У скребней *Paratenuisentis ambiguus* помимо сходных различий отмечено наличие в тегументе пресомы хорошо развитой (особенно вблизи крючьев) системы цистерн гранулярной ЭС, отсутствующей в тегументе метасомы (Taraschewski, 1989b).

Поперечно-волокнистый слой тегумента пресомы *A. ranae* подстилается системой тонких фибрилл, параллельных поверхности тела и свойственных только тегументу пресомы. Глубже располагается так называемый внутренний слой, аналогичный радиально-волокнистому слою метасомы, но в отличие от последнего содержащий продольно ориентированные фибриллы и меньшее количество субклеточных элементов. Кроме фибрилл здесь выявляются лакуны, митохондрии, предположительно рибосомы и несколько видов включений (Hammond, 1967). Подчеркивалось, что в тегументе пресомы всех исследованных скребней ядра не обнаружены (Богоявленский, Иванова, 1978). Аналогичные особенности отмечены и в тегументе пресомы цистаканта *P. magnus* (Никишин и др., 1994).

Относительно трубчатого слоя тегумента пресомы сведения также немногочисленны и противоречивы. У *A. ranae* этот слой содержит электронноплотные частицы, отсутствующие или редкие в аналогичном слое метасомы (Hammond, 1967). У *P. minutus*, наоборот, складки внутренней плазматической мембраны в отличие от метасомы «более открыты и не содержат электронноплотных капель» (Crompton, Lee, 1965). У *M. hirudinaceus* трубчатый слой пресомы развит в меньшей степени, чем в метасоме (Diaz Cosin, 1972), а у *P. magnus* он вообще не развит (Никишин и др., 1994).

Тегумент пресомы отделяется от тегумента метасомы так называемой кутикулярной складкой (Богоявленский, Иванова, 1978), пересекающей все слои тегумента от покровного комплекса до внутренней цитоплазматической мембраны. Электронно-микроскопическими исследованиями показано, что эта перегородка берет начало от неглубокой складки на поверхности тегумента и имеет фиброзную природу (Crompton, Lee, 1965; Taraschewski e. a., 1989).

Тегумент хоботковых крючьев. Ультратонкое строение тегумента крючьев изучено в еще меньшей степени, чем тегумента пресомы, что, очевидно, связано с еще большими методическими трудностями при подготовке электронно-микроскопических препаратов. В составе тегумента крючьев у скребней *P. ambiguus* выявлены поперечно-волокнистый, везикулярный и не имеющий аналога в тегументе метасомы «внутренний фиброзный» слои, а также сильно складчатая внутренняя цитоплазматическая мембрана (Taraschewski, 1989b). Каналы (по терминологии автора — крипты) поверхностного и внутреннего слоев проникают до везикулярного слоя и переплетаются, образуя лабиринтоподобную структуру. Автор подчеркивает обильную осмиофилию тегумента, причем осмиофильный материал морфологически сходен с выявляемым на поверхности и в толще тегумента пресомы. У цистакантов и червей из окончательного хозяина в строении тегумента крючьев существенных различий не обнаружено. Сходные особенности структуры тегумента крючьев отмечены у скребней *N. rutili* (Taraschewski, 1989a).

У цистакантов *P. magnus* тегумент крючьев также заметно отличается от тегумента пресомы (Никишин и др., 1994). В нем можно выделить покровный комплекс, поперечно-волокнистый слой, характеризующийся плотным матриксом и немногочисленными каналами, везикулярный слой с многочисленными везикулами, ламеллярными тельцами и единичными митохондриями, внутренний слой, отличающийся от везикулярного меньшим количеством органоидов и включений, и складчатую внутреннюю мембрану.

В отличие от представителей классов Eoacanthocephala и Palaeacanthocephala крючья скребней *M. hirudinaceus* вообще лишены тегумента (Zhao e. a., 1990).

У акантелл *M. moniliformis* формирующиеся крючья покрыты тонким цитоплазматическим слоем (по терминологии некоторых авторов, кутикулой), представляющим собой, по-видимому, несколько видоизмененный поперечно-волокнистый слой тегумента. В дальнейшем этот слой дегенерирует и у личинок в возрасте 180 дней выявляется в виде тонкой аморфной пленки, а у червей, извлеченных из окончательных хозяев, крючья были покрыты лишь осмиофильной липидной оболочкой (Tagaschewski e. a., 1989).

### Основные выводы

Тегумент скребней изученных видов имеет сходную ультратонкую организацию и включает в себя несколько слоев, различающихся по своему строению и функциям: гликокаликс, покровный комплекс, включающий наружную цитоплазматическую мембрану, поперечно-волокнистый, везикулярный, войлочный-волокнистый, радиально-волокнистый и трубчатый слои. Последний ограничен базальной цитоплазматической мембраной. Имеющиеся данные не позволяют определить видовые или иные (достаточно низкого) ранга таксономические особенности ультраструктуры тегумента. Вместе с тем в строении некоторых участков тегумента обнаружены определенные вариации, в ряде случаев соответствующие таксономии скребней на уровне классов.

Существенные ультратонкие количественные и качественные различия выявлены в структуре тегумента пресомы и метасомы. Эти различия касаются большинства слоев тегумента и, по-видимому, связаны с фиксирующей функцией пресомы.

Одной из наиболее динамичных структур тегумента является гликокаликс. Известны четыре его модификации, соответствующие эмбриональной личинке, развивающейся акантелле, цистаканту и адултной форме. Неоднократная смена гликокаликса в течение жизненного цикла скребней отражает процессы адаптации скребней к хозяевам разного ранга.

Покровный комплекс, напротив, по-видимому, наименее динамичная структура тегумента. Формируясь на стадии эмбриональной личинки, в дальнейшем он не претерпевает качественных и существенных количественных изменений. Это явление, уникальное среди паразитических червей, нуждается в дополнительном изучении.

Основная функциональная роль поперечно-волокнистого слоя тегумента — всасывание необходимых материалов, причем образование системы каналов в слое рассматривается как механизм увеличения площади поверхности, участвующей в обменных процессах. Через каналы также осуществляются процессы секреции, например выделение материала внутреннего слоя капсулы, окружающей личинку промежуточного хозяина.

Имеющиеся сведения не позволяют однозначно охарактеризовать состав и строение фиброзных элементов, органоидов и включений везикулярного, войлочного-волокнистого и радиально-волокнистого слоев тегумента. Противоречия в результатах разных авторов вызваны необычной структурой некоторых органелл. Необходимы специальные исследования этих участков тегумента с применением цитохимических методик.

Несмотря на слабую изученность механизма формирования тегумента, имеющиеся сведения позволяют сделать вывод о том, что наиболее существенные качественные его изменения происходят на завершающих стадиях ларвогенеза — поздней акантеллы и цистаканта. К числу таких изменений следует отнести образование фиброзных элементов тегумента, синтез матрикса поперечно-волокнистого слоя, изменение структуры гликокаликса и др.

Работа выполнена при поддержке Международного научного фонда (конкурсы 1992—1994 гг.).



### Список литературы

- Барабашова В. Н. Тонкое строение покровных тканей двух видов скребней — *Filicollis anatis* (Schränk, 1788) и *Macroacanthorhynchus hirudinaceus* (Pallas, 1781) // Матер. к науч. конф. ВОГ. Ч. 3. М., 1965. С. 25—29.
- Бобровских Э. Ю. Ультратонкое строение покровов половозрелых скребней *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala) // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 5. С. 396—401.
- Богоявленский Ю. К., Иванова Г. И. Микроструктура тканей скребней. М.: Наука, 1978. С. 1—217.
- Вельш У., Шторх Ф. Введение в цитологию и гистологию животных. М.: Мир, 1976. 259 с.
- Гайер Г. Электронная гистохимия. М.: Мир, 1974. 488 с.
- Краснощекоев Г. П. Морфология покровных тканей червей // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука, 1979. С. 93—115.
- Краснощекоев Г. П., Никишин В. П. Ультраструктура защитных оболочек личинок цестод // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука, 1979а. С. 116—132.
- Краснощекоев Г. П., Никишин В. П. Ультраструктура стенки цисты метастеод *Arplorhynchus polystictae* и *A. furcigera* (Cestoda, Cyclophyllidae) // Паразитология. 1979б. Т. 13, вып. 3. С. 250—256.
- Краснощекоев Г. П., Никишин В. П. Адаптивное значение гликокаликса личинок цестод и акантоцефалов // Паразиты и болезни водных беспозвоночных. Тез. докл. 4-го симпозиума, 1986. С. 69—71.
- Краснощекоев Г. П., Никишин В. П., Плужников Л. Т. Ультраструктура стенки цисты личинок цестод типа моноцерк // Паразитология. 1983. Т. 17, вып. 5. С. 391—396.
- Никишин В. П. Гистогенез эндоцисты цистицеркоидов разных модификаций // Биологические проблемы Севера. Тез. докл. 10-го симпозиума. Ч. 2. Магадан, 1983. С. 326—327.
- Никишин В. П. Ультраструктура покровных тканей поздней акантеллы *Arhythmorhynchus petrochenko* (Acanthocephala: Polymorphidae) // Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 4. С. 306—313.
- Никишин В. П. Тонкое строение стенки метасомы цистаканта скребня *Polymorphus strumoides* (Acanthocephala, Polymorphidae) // Паразитология. 1986. Т. 20, вып. 5. С. 403—408.
- (Никишин В. П.) Nikishin V. P. Formation of the capsule around *Filicollis anatis* in its intermediate host // Journ. Parasitol. 1992. Vol. 78, N 1. P. 127—137.
- Никишин В. П., Краснощекоев Г. П. Ультраструктура покровов и «железы проникновения» аканторов *Polymorphus magnus* (Acanthocephala: Polymorphidae) // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 2. С. 135—139.
- Никишин В. П., Плужников Л. Т., Леонов С. А. Ультраструктура покровов цистаканта *Polymorphus magnus* (Acanthocephala, Polymorphidae) // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 1. С. 52—59.
- Beermann I., Arai H. P., Costerton J. W. The ultrastructure of the lemnisci and body wall of *Octospinifer macilentus* (Acanthocephala) // Canadian Journ. Zool. 1974. Vol. 52, N 5. P. 533—535.
- Bullock W. L. Histochemical studies on the Acanthocephala: II. The distribution of glycogen and fatty substances // Journ. Morphol. 1949. Vol. 84. P. 201—226.
- Butterworth P. The development of the body wall of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala) in its intermediate host *Gammarus pulex* // Parasitology. 1969. Vol. 59. P. 373—388.
- Byram J. E., Fisher F. M. The absorptive surface of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) 1. Fine structure // Tissue and Cell. 1973. Vol. 5, N 4. P. 553—579.
- Cable R. M., Dill W. T. The morphology and life history of *Paulisentis fractus* Van Cleave and Bangham, 1949 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) // Journ. Parasitol. 1967. Vol. 53, N 4. P. 810—817.
- Chappell L. H. The biology of the external surface of helminth parasites // Proceed. Roy. Soc. Edinburgh. 1980. Vol. 79B. P. 145—171.
- Cho B. C. Electron microscopic and histochemical studies on the epicuticle of *Echinorhynchus gadi*. Acanthocephala // Korean Journ. Parasitol. 1981. Vol. 19, N 1. P. 45—54.
- Crompton D. W. T. Morphological and histochemical observations on *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782) with special reference to the body wall // Parasitology. 1963. Vol. 53, N 3—4. P. 663—685.
- Crompton D. W. T., Lee D. L. Structural and metabolic components of acanthocephalan body wall // Parasitology. 1963. Vol. 53. P. 3—4.
- Crompton D. W. T., Lee D. L. The fine structure of the body wall of *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782) (Acanthocephala) // Parasitology. 1965. Vol. 55, N 2. P. 357—364.

- Crompton D. W. T., Nickol B. B. *Biology of the Acanthocephala*. Cambridge: University Press, 1985. 519 p.
- Diaz Cosin D. J. La pared del cuerpo de *Macroacanthorhynchus hirudinaceus* // *Bol. Real. soc. esp. histor. natur. Sec. biol.* 1972. Vol. 70, N 3—4. P. 239—270.
- Gabrion C., Gabrion J. Etude ultrastructurale de la larva de *Anomotaenia constricta* (Cestoda, Cyclophyllidae) // *Zeit. Parasitenk.* 1975. Bd 49, H. 2. S. 161—177.
- Graeber K., Storch V. Elektronmikroskopische und morphometrische Untersuchungen am Integument der Acanthocephala (Aschelminthes) // *Zeit. Parasitenk.* 1978. Bd 57, H. 2. S. 121—135.
- Gupta N., Lata V. On the morphology, anatomy and histology of *Echinopardalis pardalis* — an acanthocephalan parasite of *Felis domestica* in India // *Res. Bull. Panjab. Univ.* 1967. Vol. 18, N 3—4. P. 395—403.
- Hammond R. A. The fine structure of the trunk and praesoma wall of the *Acanthocephalus ranae* (Schränk, 1788), Luhe, 1911 // *Parasitology*. 1967. Vol. 57, N 3. P. 475—486.
- Lange H. Über Struktur und Histochemie des Integuments von *Echinorhynchus gadi* Müller (Acanthocephala) // *Zeit. Zellforsch. Microscop. Anat.* 1970. Bd 104. S. 149—164.
- Laurie J. S. The in vitro fermentation of carbohydrates by two species of cestodes and one species of acanthocephala // *Exper. Parasitol.* 1957. Vol. 6. P. 245—260.
- Laurie J. S. Aerobic metabolism of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) // *Exper. Parasitol.* 1959. Vol. 8. P. 188—197.
- Lee D. L. The structure and composition of the helminth cuticle // *Adv. Parasitol.* 1966. Vol. 4. P. 187—254.
- Lee D. L. The structure of the helminth cuticle // *Adv. Parasitol.* 1972. Vol. 10. P. 347—379.
- Lumsden R. D. Macromolecular structure of glycogen in some cyclophyllidean and trypanorhynch cestodes // *Journ. Parasitol.* 1965. Vol. 51, N 4. P. 501—515.
- Lumsden R. D. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths // *Exper. Parasitol.* 1975. Vol. 37, N 2. P. 267—339.
- Meyer A. *Acanthocephala* // Dr H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft MBH. 1933. Bd 4. S. 333—582.
- Miller D. M., Dunagan T. T. Functional morphology // *Biology of the Acanthocephala*. Ed. D. W. T. Crompton, B. B. Nickol. Cambridge University Press, 1985. P. 73—123.
- Monne L. On the external cuticles of various helminths and their role in the host parasite relationships. A histochemical study // *Arch. Zool.* 1959. Vol. 12. P. 343—358.
- Nicholas W. L. The biology of the Acanthocephala // *Adv. Parasitol.* 1967. Vol. 5. P. 205—315.
- Nicholas W. L. The biology of the Acanthocephala // *Advances in Parasitology*. 1973. Vol. 11. P. 671—706.
- Nicholas W. L., Mercer E. H. The ultrastructure of the tegument of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) // *Quarterly Journ. Micr. Sci.* 1965. Vol. 106, N 2. P. 137—146.
- Rees F. G. The ultrastructure of the cysticercoid of *Tatria octacantha* Rees, 1973 (Cyclophyllidae, Amabillidae) from the damselfly nymphs *Pyrrhosoma nymphula*, Sulz and *Enalligma cyathigerum*, Charp // *Parasitology*. 1973. Vol. 67, N 1. P. 85—103.
- Rothman A. H. Ultrastructural enzyme localization in the surface of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) // *Exper. Parasitol.* 1967. Vol. 21, N 1. P. 42—46.
- Rothman A. H., Rosario B. The structure of the surface of *Macroacanthorhynchus hirudinaceus* as seen with the electron microscope // *Journ. Parasitol.* 1961. Vol. 47, N 1. P. 25.
- Ruff M. D., Uglem G. L., Read C. P. Interactions of *Moniliformis dubius* with pancreatic enzymes // *Journ. Parasitol.* 1973. Vol. 59, N 5. P. 839—843.
- Stranack F. R., Woodhouse M. A., Griffin R. L. Preliminary observations on the ultrastructure of the body wall of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) // *Journ. Helminthol.* 1966. Vol. 40, N 3—4. P. 395—402.
- Taraschewski H. Host-parasite interface of *Neoechinorhynchus rutili* (Eoacanthocephala) in naturally infected salmonids // *Journ. Fish. Diseases*. 1989a. Vol. 12. P. 39—48.
- Taraschewski H. Host-parasite interface of *Paratenuisentis ambiguus* (Eoacanthocephala) in naturally infected eel and in laboratory-infected sticklebacks and juvenile carp and rainbow trout // *Journ. Parasitol.* 1989b. Vol. 75, N 6. P. 911—919.
- Taraschewski H., Sagani C., Mehlhorn H. Ultrastructural study of the host-parasite interface of *Moniliformis moniliformis* (Acanthocephala) in laboratory-infected rats // *Journ. Parasitol.* 1989. Vol. 75, N 2. P. 288—296.
- Wanstall S. T., Thomas J. S., Robotham P. M. J. *Pomphorhynchus laevis* Müller: structure of the praesomal integument and associated tissues // *Acta parasitol. polon.* 1990. Vol. 35, N 2. P. 119—130.

- Wright R. D., Lumsden R. D. Ultrastructural and histochemical properties of the acanthocephalan epicuticle // Journ. Parasitol. 1968. Vol. 54, N 6. P. 1111—1123.
- Wright R. D., Lumsden R. D. Ultrastructure of the tegumentary pore-canal system of the acanthocephalan *Moniliformis dubius* // Journ. Parasitol. 1969. Vol. 55, N 5. P. 993—1003.
- Wright R. D., Lumsden R. D. The acanthor tegument of *Moniliformis dubius* // Journ. Parasitol. 1970. Vol. 56, N 1. P. 727—735.
- Zhao B., Taraschewski H., Mehlhorn H. Light- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Histopathogenität von *Macroacanthorhynchus hirudinaceus* (Archiacanthocephala) in experimentell infizierten Hausschweinen // Parasitol. Res. 1990. Vol. 76, N 4. P. 355—359.

Международный научно-исследовательский центр  
«Арктика» ДВО РАН,  
Магадан, 685000

Поступила 10.10.1995

## ULTRASTRUCTURAL MORPHOLOGY OF TEGUMENT IN ACANTHOCEPHALA

V. P. Nikishin

*Key words:* Acanthocephala, tegument, morphology, ultrastructure.

### SUMMARY

Different cited and author's data on the ultrastructural morphology of tegument in Acanthocephala are analyzed and discussed.

---